

УДК 591.524.12(262.5)

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ, БИОМАССЫ И ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЗООПЛАНКТОНА В ОТКРЫТОМ МОРЕ У БЕРЕГОВ КРЫМА (ЧЕРНОЕ И АЗОВСКОЕ МОРЯ)

© 2023 г. Ю. А. Загородняя¹*, И. Е. Драпун¹, Е. А. Галаговец¹, О. А. Гарбазей¹, В. В. Губанов¹, А. С. Кудякова¹, Д. А. Литвинюк¹, Е. В. Попова¹

¹ФГБУН ФИЦ “Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН”, Севастополь, Россия

*e-mail: artam-ant@yandex.ru

Поступила в редакцию 01.10.2021 г.

После доработки 18.05.2022 г.

Принята к публикации 16.08.2022 г.

Получены данные о сезонных изменениях численности, биомассы, видовой структуры зоопланктона и копепод на шельфе Крымского полуострова и в глубоководных районах Чёрного моря в разные сезоны. Летом и осенью на шельфе присутствовали тепловодные инвазионные виды копепод *Acartia* (*Acartia*) *tonsa* и *Oithona davisae*, что сказалось на структуре таксоценоза Сорепода. В глубоководных районах преобладали холодноводные аборигенные виды, и структура таксоценоза Сорепода в эти сезоны была более стабильной, чем на шельфе. Количественные показатели копепод и кормового зоопланктона в 2016 г. были выше по сравнению с 2010-м и 1990-ми годами. Полученные данные позволяют говорить о переходе пелагической экосистемы Черного моря в новое, относительно стабильное состояние. Из-за возросшей солёности Азовского моря в водоем проникают черноморские виды, включая вселенцев, которые в настоящее время определяют биоразнообразие зоопланктона в регионе.

Ключевые слова: зоопланктон, копеподы, численность, биомасса сезонные изменения, видовое разнообразие, Черное и Азовское моря, Крым

DOI: 10.31857/S0030157423010173, EDN: FAPJTG

ВВЕДЕНИЕ

Черное море на протяжении многих десятилетий подвергалось мощному антропогенному воздействию [15]. В 1970–1980-х годах в планктоне резко возросли численность и биомасса ноктилюки, медуз [49], в 1990-е годы массового развития достиг гребневик-вселенец *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 [2, 5, 8, 34, 35], в конце 1990-х—начале 2000-х появился гребневик *Beroe ovata* Bruguère, 1789 [44]. На этом фоне наблюдалось обеднение видового состава копепод. Постепенно в планктоне перестали встречаться копеподы *Paracartia latisetosa* (Kriczagin, 1873) и *Acartia* (*Acartiura*) *margalefi*, Alcaraz, 1976 (по [39] “малая форма” *Acartia clausi*), [9, 13], в начале 1990-х годов исчез массовый вид *Oithona nana* Giesbrecht, 1892 [12]. Резко сократился ареал обитания и численность представителей семейства Pontellidae — *Labidocera brunescens*, (Czerniavski, 1868), *Anomalocera pater-soni* Templeton, 1837 и *Pontella mediterranea* (Claus, 1863) [14, 27, 42], что послужило основанием для внесения этих видов в Красную книгу республики Крым [19, с. 64–66].

В Азовском море в связи с осолонением водоема [1, 6, 20] солоноватоводные копеподы *Cal-*

nipeda aquaedulcis Kritschagin, 1873 и *Heterocope caspia* Sars, 1863, наряду с прибрежным видом *A. margalefi*, стали малочисленными [4, 21]. В Азово-Черноморском бассейне появились новые виды копепод — *Acartia* (*Acanthacartia*) *tonsa* Dana, 1849 [28, 40, 45] и *Oithona davisae* Ferrari & Orsi, 1984 [10, 11, 26, 31, 41, 42, 48 и др.], которые стали массовыми в планктоне. Пик развития первого пришелся на 1990-е годы [9, 45], второго на 2000-е гг. [31, 37]. Исследования зоопланктона у берегов Крыма в 1990-е и начале 2000-х годов в основном проводились в прибрежных районах моря. С целью расширения представлений о масштабах происходящих изменений в 2010–2013 гг. были возобновлены исследования в открытом море, что позволило получить предварительные данные о состоянии планктонных сообществ на шельфе и в глубоководье [18, 32]. К сожалению, эти исследования носили фрагментарный характер, отсутствовали сведения о сезонных изменениях структуры зоопланктона и ее трансформации под влиянием видов-вселенцев. Полученных данных оказалось недостаточно для прогноза состояния кормовой базы планктоядных рыб в открытых районах Черного моря.

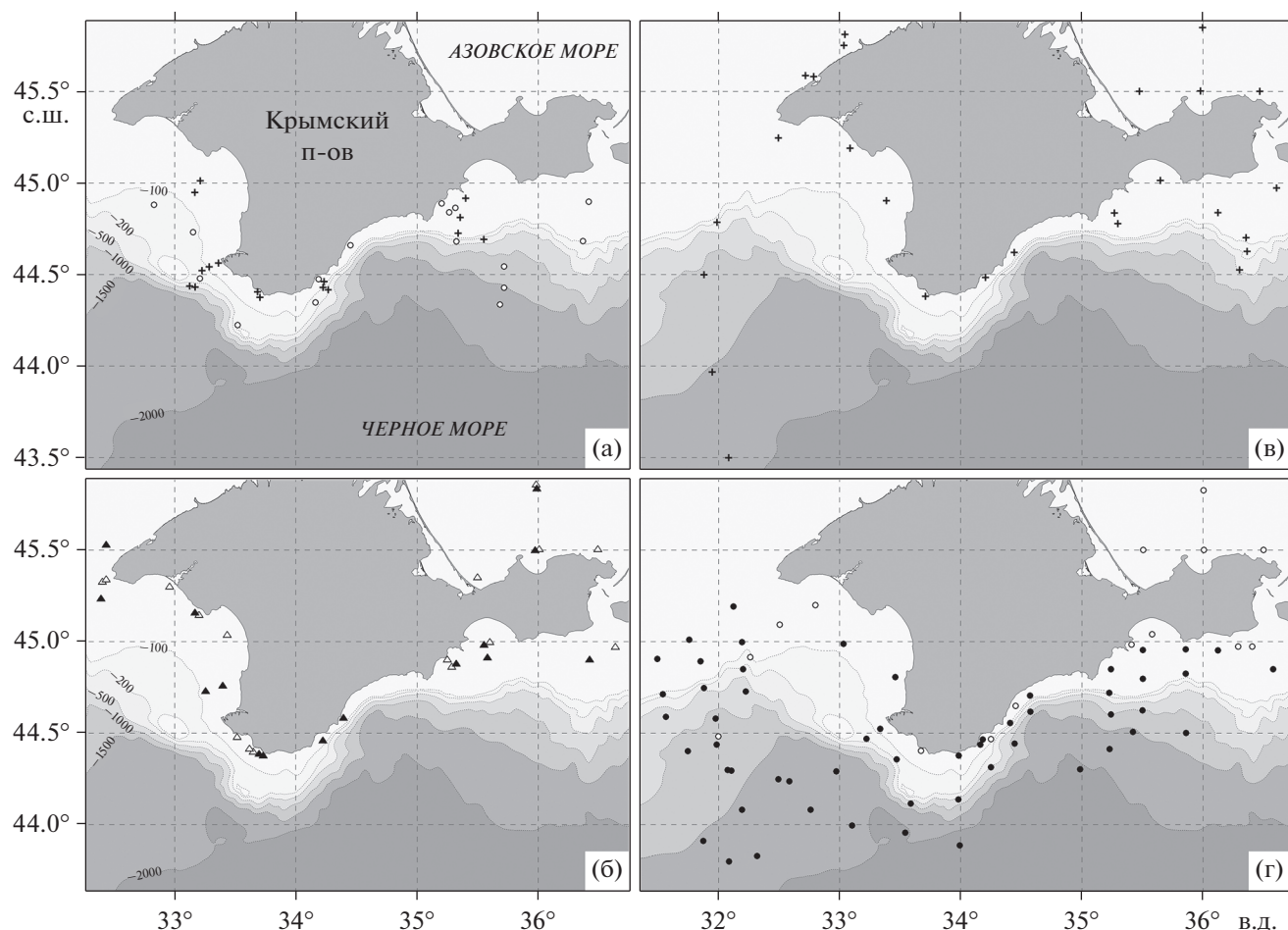


Рис. 1. Схема расположения станций отбора зоопланктонных проб в экспедициях НИС “Проф. Водяницкий” в разные сезоны 2010 (а) и 2016 (б–г) годов: зима, светлые треугольники (б); весна, темные треугольники (б); лето, крестики (а, в); осень, светлые кружки (а, г) и поздняя осень, темные кружки (г).

С 2016 г. начался сезонный мониторинг зоопланктона в открытом море у берегов Крыма, в северной части Черного моря и южной – Азовского, что позволило получить новые данные о сезонной изменчивости численности, биомассы и биоразнообразия зоопланктонных сообществ исследуемых акваторий. Целью настоящей работы стал анализ сезонных особенностей количественного развития и видовой структуры зоопланктона, выявление основных закономерностей пространственного распространения копепод-вселенцев в открытом море у берегов Крыма, оценка состояния кормовой базы рыб для разработки рекомендаций по сохранению и рациональному использованию биологических ресурсов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основу работы составили зоопланктонные материалы, собранные в разные сезоны 2016 г. в пяти экспедициях на НИС “Проф. Водяницкий” у черноморского побережья Крыма и в южной части Азовского моря: рейсы 83 (28.01–02.02;

15 станций), 84 (19–25.04; 16 станций), 86 (08.06–18.06; 26 станций), 90 (26–30.10; 15 станций) и 91 (16.11–03.12; 55 станций). Схема расположения станций приведена на рис. 1а–1г. Кроме того, при анализе привлечены материалы, полученные автором у черноморских берегов Крыма в 2010 г. в двух экспедициях НИС “Проф. Водяницкий”: рейсы 64 (июнь, 16 станций) и 68 (ноябрь, 16 станций). Схема работ на станциях, выполненных в 2010 г., приведена на рис. 1а.

Биологические сезоны выделены в соответствии с рекомендациями, изложенными в международной программе по мониторингу Черного моря EMBLAS [50]. Согласно рекомендациям, пробы зоопланктона, собранные с 28 января по 2 февраля, отнесены к зимнему сезону, 19–25 апреля к весеннему, 8–18 июня к летнему, 26–30 октября к осеннему и с 16 ноября по 3 декабря к поздней осени.

Зоопланктон во всех экспедициях отбирали замыкающей планктонной сетью Джеди с диаметром входного отверстия 38 см, оснащенной

ситом с размером ячеи 140 микрон. На станциях, расположенных над глубинами менее 100 м, вертикальными ловами облавливали слой от дна до поверхности; в глубоководной части моря – от границы сероводородной зоны, определяемой по изопикне $\delta_{\text{theta}} = 16.2$ ус. ед. по данным STD-комплекса SeaBird 911 Plus, США [3].

Фиксированные 4% формалином пробы зоопланктона обрабатывали в лаборатории стандартным счетно-порционным методом в камере Богорова [17]. Определяли таксономический состав, возрастные стадии и размеры гидробионтов. Крупные организмы и редкие формы просчитывали во всей пробе. Всего обработано около 250 проб зоопланктона. Вертикальные ловы на некоторых станциях были выполнены послойно, протяженность слоев облова в разных случаях различалась, поэтому для унифицирования полученных величин их вначале рассчитали под м^2 в каждом слое, затем суммировали и пересчитывали в м^3 всего обловленного слоя. Для перехода от размерных характеристик особей к единицам массы использовали известные размерно-массовые соотношения [2, 23, 36].

Видовое разнообразие зоопланктона было рассчитано на шельфе и в глубоководных районах моря в разные сезоны с помощью традиционных индексов Шеннона (H') и выравнивания Пиелоу (E) по формулам, соответственно: $H' = -\sum(n_i/N)\ln(n_i/N)$, где n_i – сумма всех особей каждого таксона, обнаруженного в данной акватории, N – суммарная численность всех организмов в пробе; $E = H'/\lg S$, где H' – индекс Шеннона, S – число таксонов. Оба индекса рассчитывали по данным всех проб, собранных в данный сезон, отдельно на шельфе и в глубоководье. Полученные таким образом коэффициенты разнообразия по содержанию являлись коммулятивными и более полно отражали состояние сообщества. Фаунистическое сходство зоопланктона двух морей (β -разнообразии) в разные сезоны оценивали с помощью коэффициента Жаккара, рассчитанного по формуле: $K_j = Nab/(Na + Nb - Nab)$, где Nab – число общих видов в сообществах A и B ; Na – число видов в сообществе A ; Nb – число видов в сообществе B .

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сезонные изменения таксономического состава зоопланктона в северной части Черного моря. В 2016 году в составе черноморского зоопланктона обнаружено 52 таксона.

Зимой температура воды вдоль крымского побережья Черного моря колебалась от 6 до 11°C. Соперода, которые являются основной пищей планктоядных рыб, были представлены шестью массовыми видами (*Calanus euxinus* Hulsemann,

1991, *Pseudocalanus elongatus* (Boeck, 1865), *Acartia* (*Acartiura*) *clausi* Giesbrecht, 1889, *Paracalanus parvus* (Claus, 1863), *Oithona similis* Claus, 1866 и *O. davidiae*). На прибрежных станциях единично встречались Harpacticoida, видовую принадлежность которых не определяли, и личинки донных гидробионтов. В пробах единично обнаружены эфиры медуз и мелкие (до 2 см) экземпляры теплолюбивого гребневика *B. ovata*.

Весной температура воды в период исследований изменялась от 11.9 до 12.3°C. Число видов Соперода возросло до семи за счет тепловодного *Centropages ponticus* Karavaev, 1895, науплиусы и первые копеподиты которого в небольшом количестве появились в море. По-прежнему, единично в прибрежье находили Harpacticoida. Видовой состав пелагических ракообразных расширился за счет появившихся в планктоне тепловодных клadoцер (Cladocera): *Evadne nordmanni* Loven, 1836, *E. spinifera* P.E. Müller, 1867, *Pleopis polyphemoides* (Leuckart, 1859) и *Pseudevadne tergestina* (Claus, 1877). С началом весеннего размножения донных беспозвоночных в прибрежном планктоне в больших количествах встречались личинки бентосных животных, среди которых массовыми были двустворчатые моллюски *Bivalvia*, полихеты *Polychaeta* и усонogie раки *Cirripedia*.

В летнее время в период исследований температура воды на поверхности изменялась в диапазоне 18.7–20.6°C. В Черном море зарегистрировано восемь массовых видов Соперода. К обнаруженным весной видам присоединилась тепловодная копепода *A. tonsa* – обильная в Феодосийском заливе и малочисленная в Керченском предпроливье и Каркинитском заливе. Кладоцеры были представлены четырьмя видами: массовой *P. polyphemoides*, малочисленными *E. spinifera*, *P. tergestina* и появившейся летом *Penilia avirostris* Dana, 1849. Над глубинами менее 50 м (внутренний шельф) единично регистрировали Harpacticoida, среди которых отмечены *Longipedia pontica* Kriczagin, 1877, и *Poecilostomatoida* неясного таксономического статуса. По сравнению с весенним периодом наблюдалось большее разнообразие личинок донных животных. Наравне с многочисленными личинками моллюсков, полихет и циррипедей, на внутреннем шельфе обнаружены Phoronida, Plathelminthes, Nemertea, Holothuroidea, Nematoda, Isopoda, Mysida, Decapoda (до вида идентифицированы *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) и *Pisidia longimana* Risso, 1816). В Каркинитском заливе, вблизи Евпатории и Карадагского заповедника, на небольших глубинах черноморского предпроливья встречался ланцетник *Branchiostoma lanceolatum* (Pallas, 1774). Его популяция была представлена особями от 0.5 до 2 мм, среди которых доминировала (83%) младшая размерная группа (0.5–1.0 мм).

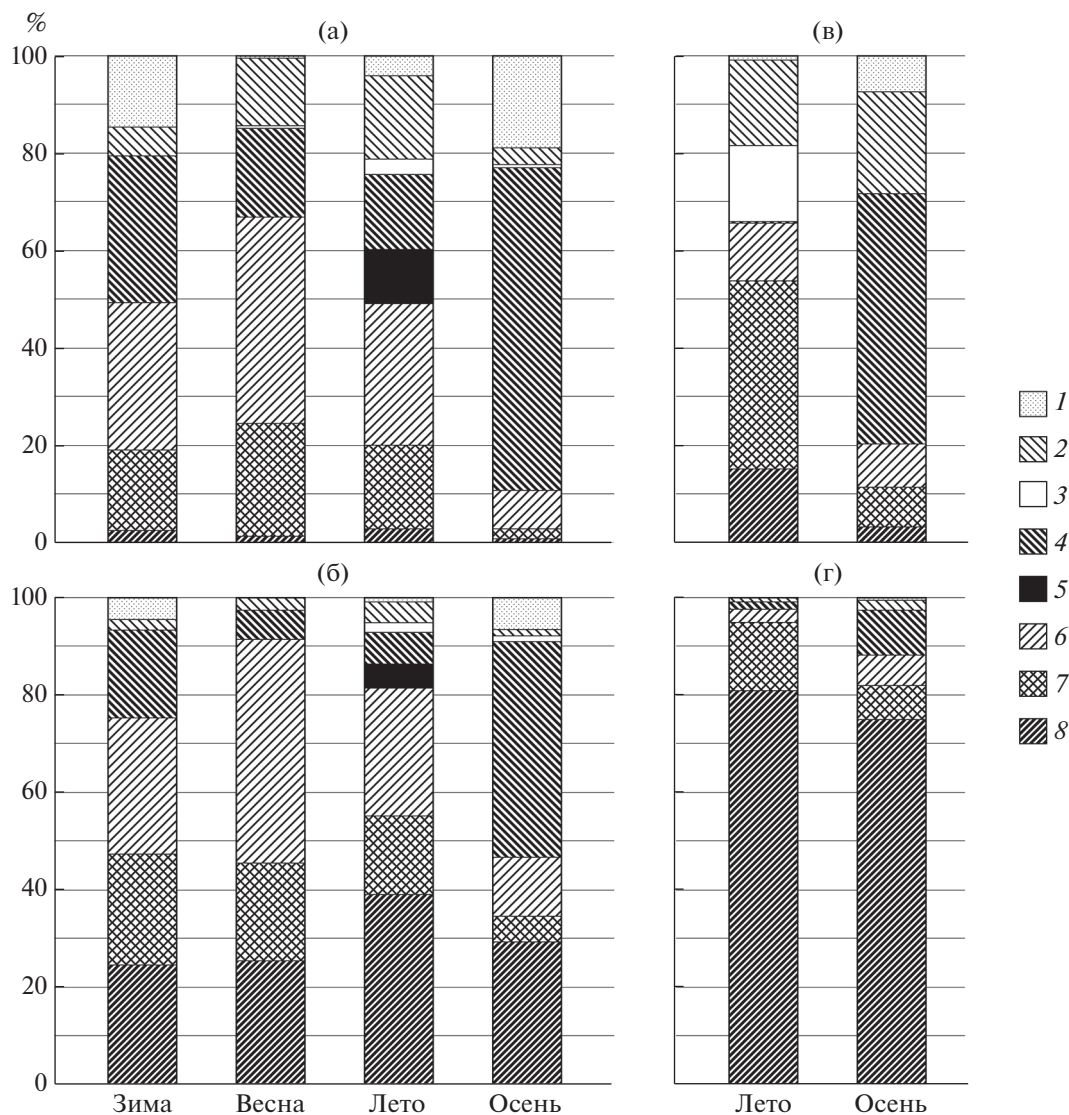


Рис. 2. Сезонные изменения видового состава массовых копепод: слева на шельфе и справа в глубоководной части Черного моря в 2016 г. Верхние рисунки (а, в) относятся к численности (экз/м³) и нижние (б, г) к биомассе (мг/м³). Обозначения на рисунке: 1 – *O. davisae*, 2 – *O. similis*, 3 – *C. ponticus*, 4 – *P. parvus*, 5 – *A. tonsa*, 6 – *A. clausi*, 7 – *P. elongatus*, 8 – *C. euxinus*.

Осенью, в октябре, температура воды понизилась до 14,9°C. Как следствие происходило обеднение видового состава зоопланктона. Из восьми массовых видов Соперода осталось семь: исчезла *A. tonsa*. На Херсонесском разрезе в единичном экземпляре обнаружена самка копеподы *Pontella mediterranea* Claus, 1863. Тепловодные *O. davisae*, *P. avirostris* и *P. polyphemoides* встречались только на внутреннем шельфе. Поздней осенью (вторая половина ноября – начало декабря) при дальнейшем понижении температура воды до 12,2–12,9°C видовой состав Соперода практически не изменился по сравнению с октябрём, обнаружены те же семь видов копепод. Это позволило объединить оба периода в единый – осенний (рис. 2).

Тепловодные Соперода (*C. ponticus* и *O. davisae*) и Cladocera (*P. avirostris* и *P. polyphemoides*) встречались единично. Видовое разнообразие личинок донных животных существенно сократилось, массовыми среди них были *Bivalvia*.

Кроме планктонных ракообразных и личинок донных животных на протяжении года в черноморском зоопланктоне находили тинтинид, в основном *Favella ehrenbergi* (Claparède et Lachmann, 1858), пелагических Appendicularia – *Oikopleura (Vexillaria) dioica* Fol., 1872, Chaetognatha – *Parasagitta setosa* Muller, 1847. Желетельные формы были представлены динофитовой водорослью *Noctiluca scintillans* (Macartney) Kofoid et Swezy, 1921, медузой *Aurelia aurita* Linnaeus, 1758 (класс

Scyphozoa) и аборигенным гребневиком *Pleurobrachia pileus* (O. F. Müller, 1776). Другие желетельные виды: гидромедузы *Podocoryna carnea* (M. Sars, 1846) и *Sarsia tubulosa* (M. Sars, 1835) (класс Hydrozoa), а так же личинки гребневиков-вселенцев *M. leidyi* и *B. ovata* встречались в открытом море летом и осенью.

Сезонные изменения численности и биомассы зоопланктона в Черном море. В годовом цикле развития копепод и кормового зоопланктона на шельфе открытого моря минимальные величины численности и биомассы отмечены зимой (табл.). С повышением температуры воды в море оба показателя увеличились, летом наблюдалось их снижение с последующим небольшим увеличением в начале осени. Поздней осенью численность снизилась, а биомасса, наоборот, возросла за счет калянуса и крупных сагитт. В глубоководной части моря численность копепод и кормового зоопланктона летом была ниже, чем осенью, а их биомасса, наоборот, выше летом (табл. 1). Таким образом, максимумы обилия копепод и кормового зоопланктона в глубоководье не совпадали в отношении численности и биомассы.

Копеподы – массовая группа морского зоопланктона. Они являются основным кормом планктоядных рыб и пелагических личинок массовых черноморских рыб. Зимой на шельфе копеподы составляли 76% численности суммарного зоопланктона. Вклад других таксономических групп был существенно ниже; коловратки составляли 9.9%, личинки донных животных – 7%, ноктилюка – 4.8%. Весной процент копепод снизился вдвое (39%). Летом на шельфе и в глубоководье на долю копепод приходилось соответственно 30 и 33% численности суммарного зоопланктона. Существенное снижение весной и летом доли копепод в суммарном зоопланктоне произошло в результате массового развития других таксономических групп, прежде всего ноктилюки, а также личинок донных животных и кладоцер. Ноктилюка, которая учтена в группе желетельных, была массовой в оба сезона (табл.). Осенью на шельфе её численность резко снизилась. Одновременно уменьшилась численность личинок донных животных и кладоцер, в результате процент копепод возрос до 80%. В конце осени на шельфе и в глубоководье он был максимальным, соответственно 93 и 94%. Направленность изменения структуры зоопланктона весной и летом определялась непропорциональным ростом численности ноктилюки и личинок донных животных.

Видовой состав копепод претерпевал сезонные изменения по композиции доминирующих видов (рис. 2). На шельфе зимой массовыми в планктоне были эвритермные *A. clausi*, *P. parvus* и холодолюбивый *P. elongatus*. Наравне с ними встречалась *O. davisae* – вид, достигающий мак-

симальной численности в Черном море во второй половине года [10]. Весной доминировала *A. clausi*, процент других видов, кроме *O. similis*, сократился. Летом с появлением тепловодных копепод *C. ponticus*, *A. tonsa* и увеличением численности *O. davisae* структура таксоцены Copepoda была полидоминантной. На долю четырех видов копепод приходилось более 50% численности. *A. tonsa* была массовой только в бухтах, в открытом море ее не находили. Другой вселенец *O. davisae* обитал в верхнем прогревом слое и был распространен повсеместно на исследованной акватории, однако его численность была низкой. Осенью доминировал *P. parvus* (более 50%), субдоминантом была *O. davisae*. Доля других видов была существенно ниже. В отличие от численности, по биомассе на протяжении большей части года преобладали крупные копеподы *P. elongatus*, *A. clausi* и *C. euxinus*, составляя от 80 до 90% биомассы копепод, и только осенью, в результате резкого увеличения своей численности, доминировал *P. parvus*, составляя 44% биомассы копепод. Субдоминантом был *C. euxinus*, на его долю приходилось 22%.

Исследования в глубоководной части моря были выполнены летом и осенью (рис. 2б, 2г). По численности структура таксоцены Copepoda была полидоминантной летом и бидоминантной осенью, тогда как по биомассе – монодоминантной, в оба сезона доминировал один вид – *C. euxinus*, составляя до 80% биомассы копепод.

Сравнение численностей зоопланктона в 2016 г. с величинами, полученными на шельфе в те же сезоны 2010 года (64 и 68-й рейсы НИС “Проф. Водяницкий”), показало, что численности копепод и кормового зоопланктона в 2016 г. (86 и 90-й рейсы НИС “Проф. Водяницкий”) были выше, чем в 2010 г. (рис. 3). Величины различались, в зависимости от сезона, в 1.5–2 раза на внешнем шельфе и от 2 до 4–5 раз на внутреннем шельфе. Биомассы этих групп зоопланктона изменялись аналогичным образом. Полученные данные свидетельствуют об увеличении количественных показателей зоопланктона за эти годы.

Сезонные изменения таксономического состава зоопланктона южной части Азовского моря. В течение 2016 года в составе зоопланктона обнаружено 28 таксонов, в том числе 10 определено до вида.

В зимний сезон 2016 г. (конец января–начало февраля) температура воды в южной части Азовского моря была низкой и колебалась в пределах 0.5–1.65°C. Видовой состав зоопланктона был крайне бедным (обнаружено 12 таксономических единиц). Копеподы были представлены тремя видами (*A. clausi*, *P. parvus*, *O. davisae*) и не идентифицированными до вида *Cyclopina* sp. и Harpacticoida.

Весной (апрель) температура воды в открытом море прогрелась до 12.6 °C, на прибрежной стан-

Таблица 1. Сезонные изменения численности (Ч, экз/м³), биомассы (Б, мг/м³) и показателей биоразнообразия зоопланктона у крымских берегов Черного и Азовского морей в 2016 г.

Сезон (месяц)	Район исследований, глубина, м	Количество станций	Копеподы		Кормовой зоопланктон		Желетельный зоопланктон*		Число таксонов и биотические индексы		
			Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	число таксонов	индекс Шеннона, <i>H'</i>	индекс Пилоу, <i>E</i>
Зима (январь–февраль)	Черное море, <200 м	13	$\frac{1655.4}{851.8}$	$\frac{15.1}{9.5}$	$\frac{2074.3}{1138.9}$	$\frac{22.4}{19.6}$	$\frac{109.9}{85.5}$	$\frac{92.7}{141.6}$	23	3.06	0.68
			$\frac{356.0}{320.6}$	$\frac{2.0}{1.3}$	$\frac{2760.0}{867.7}$	$\frac{15.8}{4.6}$	0	0			
Весна (апрель)	Черное море, <200 м	14	$\frac{2539.2}{1076.7}$	$\frac{50.8}{30.2}$	$\frac{4380.1}{1753.1}$	$\frac{110.8}{190.7}$	$\frac{2069.7}{2628.9}$	$\frac{432.8}{759.1}$	27	2.91	0.61
			1379.0	7.1	135056.8	688.2	0	0			
Лето (июнь)	Черное море, <200 м	19	$\frac{1988.8}{1531.1}$	$\frac{22.3}{18.4}$	$\frac{3943.5}{3805.1}$	$\frac{53.8}{54.3}$	$\frac{2579.2}{3762.7}$	$\frac{855.7}{1587.1}$	40	3.33	0.63
			$\frac{1219.1}{654.0}$	$\frac{86.0}{68.4}$	$\frac{1293.9}{710.0}$	$\frac{148.2}{110.9}$	$\frac{2442.2}{1838.6}$	$\frac{393.1}{345.7}$			
Осень (октябрь)	Черное море, <200 м	9	$\frac{3630.1}{910.9}$	$\frac{23.3}{5.3}$	$\frac{4456.4}{1981.9}$	$\frac{43.2}{23.7}$	$\frac{3.6}{7.0}$	$\frac{4.3}{7.4}$	27	2.45	0.52
			$\frac{1287.9}{271.4}$	$\frac{20.6}{5.4}$	$\frac{1392.6}{326.0}$	$\frac{29.8}{9.0}$	$\frac{0.7}{0.03}$	$\frac{11.7}{15.0}$			
Осень (октябрь)	Азовское море, до 10 м	4	$\frac{7952.5}{5787.6}$	$\frac{40.0}{22.5}$	$\frac{47098.8}{57100.3}$	$\frac{419.9}{500.7}$	0	0	16	1.57	0.39
			$\frac{3099.1}{1165.8}$	$\frac{38.4}{30.0}$	$\frac{3342.0}{1189.7}$	$\frac{65.1}{44.2}$	$\frac{4.2}{12.9}$	$\frac{1.3}{3.7}$			
Поздняя осень (конец ноября–начало декабря)	Черное море, <200 м	23	$\frac{1582.7}{575.5}$	$\frac{42.2}{20.4}$	$\frac{1662.1}{599.5}$	$\frac{64.0}{27.2}$	$\frac{21.9}{39.2}$	$\frac{3.4}{7.0}$	20	2.64	0.61
			$\frac{3099.1}{1165.8}$	$\frac{38.4}{30.0}$	$\frac{3342.0}{1189.7}$	$\frac{65.1}{44.2}$	$\frac{4.2}{12.9}$	$\frac{1.3}{3.7}$			

Примечания: Над чертой представлены величины численности (экз/м³) и биомассы (мг/м³) зоопланктонных организмов, под чертой – стандартное отклонение (St); * в группу “желетельный зоопланктон”, наряду с медузами и гребневиками, включена *Nostilica scintillans*.

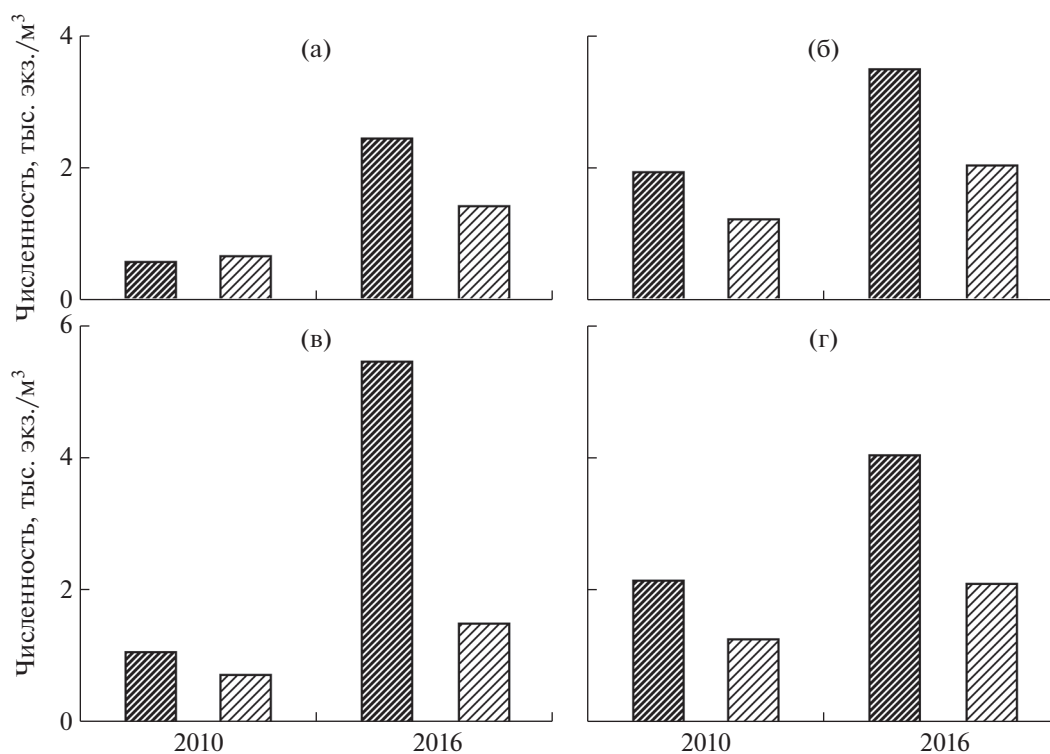


Рис. 3. Средняя численность копепод (а, б) и кормового зоопланктона (в, г) на внутреннем шельфе (глубины < 50 м, темные столбики) и внешнем шельфе (глубины > 50 м, светлые столбики) летом (а, в) и осенью (б, г) 2010 и 2016 годов.

ции (см. рис. 1б) она была выше – 13.9 °С. На удаленной от берега станции обнаружены копеподы *A. clausi*, науплиус *Labidocera brunescens* (Czernjavsky, 1868) и неопределенная до вида Cyclopidae. Ближе к берегу, вблизи Казантипского заповедника, наряду с *A. clausi* и Cyclopidae, найдены другие виды копепод: теплолюбивые *A. tonsa* и *C. ponticus* (в основном науплиусы и младшие копеподиты) и Harpacticoida. *O. davisae* отсутствовала в весенних пробах. Многочисленными были кладоцера *P. polyphemoides*, коловратки и личинки бентосных животных (*Bivalvia*, *Cirripedia*, на прибрежной станции *Polychaeta*). Среди личинок доминировали *Cirripedia*.

В летний сезон (середина июня) в период исследований средняя температура воды на поверхности моря увеличилась до 21.7 °С. Зоопланктон был представлен четырьмя видами Copepoda и не определенными до вида Harpacticoida. В прибрежье доминировала *A. tonsa*, субдоминантным видом был *C. ponticus*. Наравне с этими видами, на одной станции в открытом море, обнаружены *A. clausi* и малочисленная в этот сезон *O. davisae*. На всех станциях многочисленными были *P. polyphemoides* (Cladocera), личинки моллюсков (*Bivalvia* и *Gastropoda*), *Polychaeta*; доминировали личинки *Cirripedia*. Личиночные стадии *Mysida*, *Cumacea* и *Decapoda* были малочисленными в планктоне.

Осенью (конец октября) в южной части Азовского моря температура воды понизилась до 8.6 °С. В планктоне обнаружено шесть видов копепод. Это встречавшиеся в другие сезоны *A. tonsa*, *C. ponticus* и *O. davisae*, наравне с которыми в азовском предпроливье найдены черноморские виды *P. parvus*, *O. similis*, а также солоноватоводная *Calanipeda aquaedulcis*. Кроме этих видов встречались не идентифицированные до вида представители отрядов Cyclopoida и Harpacticoida. Личинки донных животных были представлены *Polychaeta*, *Gastropoda*, *Cirripedia*, *Platyhelminthes*, *Mysida*, среди них массовыми были *Polychaeta* и *Cirripedia*. Численность личинок полихет втрое превосходила таковую циррипедий.

Следует отметить, что в Азовском море, в пробах, собранных сетью Джели, желетелые организмы отсутствовали, хотя в сборах макрозоопланктона сетью Богорова-Расса они встречались.

Сезонные изменения численности и биомассы зоопланктона в Азовском море. В Азовском море годовой максимум обилия кормового зоопланктона отмечен весной за счет высокой численности личинок донных животных и коловраток (табл. 1). Максимум обилия копепод зарегистрирован летом.

Зимой численность кормового зоопланктона в Азовском море была выше, чем в Черном море. Биомасса была выше в Черном море. Оба водоема

различались доминирующими группами. В первом водоеме лидировали личинки донных животных, во втором — копеподы. В Азовском море доминировали личинки усонюгих раков (60%), существенный вклад вносили коловратки (22%). Копеподы составляли в среднем по численности и биомассе соответственно 12.9 и 12.4%; среди них по численности лидировала *A. clausi*. Субдоминантом была *O. davisae* с максимумом (604 экз/м³) на одной станции; в популяции рачка преобладали половозрелые особи и копеподиты пятой стадии. Другие Copepoda (*P. parvus*, *Cyclopina* sp. и Naupacticoida) были редкими в планктоне.

Весной численность зоопланктона существенно увеличилась, в основном за счет мелких форм — коловраток и личинок донных гидробионтов. Личинки усонюгих раков (*Cirripedia*) составляли 67% численности и 83% биомассы зоопланктона. Численность копепод увеличилась втрое, однако их доля в суммарной численности и биомассе зоопланктона была крайне низкой и не превышала по обоим показателям 1%.

Летом, на фоне сокращения численности личинок донных животных и при отсутствии в планктоне коловраток, лидирующее положение, в основном за счет вселенца *A. tonsa*, заняли копеподы, составляя 71 и 73% численности и биомассы зоопланктона, соответственно. В этот сезон численность и биомасса зоопланктона в Азовском море оказались на порядок выше, чем в Черном (табл.).

Осенью количественные показатели зоопланктона уменьшились. Многочисленными были копеподы-вселенцы: *A. tonsa* и *O. davisae*. Последняя была абсолютным лидером, достигая 80% численности копепод и 13.5% суммарной численности кормового зоопланктона. Максимум *O. davisae* (11–13 тыс. экз/м³) зарегистрирован в азовском предпроливье. В ее популяции преобладали самки, соотношение самки/самцы составляло — 7.1 : 1 ($SD = 4.21$). Это согласуется с представлениями, что на зимовку уходят в основном половозрелые особи [47]. *A. tonsa* была субдоминантным видом, составляя 12.4% численности копепод, с максимумом (3.1 тыс. экз/м³) на наиболее удаленной от Керченского пролива станции. Наряду с видами-вселенцами на ближайшей к проливу станции отмечена высокая численность *P. parvus* (420 экз/м³), вероятно за счет поступления с черноморскими водами, где вид доминировал в этот сезон. Обнаруженные на этой станции другие черноморские виды (*O. similis*, *C. ponticus* и хетогната *P. setosa*) были единичными, как и солоновато-водная *C. aquaedulcis*, массовая в этом водоеме в 1970–80-е годы. Осенью отмечена высокая численность младших стадий развития копепод; например, науплиусы составляли до 10% численности копепод. Обильными были личинки дон-

ных животных, среди которых преобладали Polychaeta и Cirripedia. Последние в сумме составили соответственно 70 и 79% численности и биомассы зоопланктона. Полученные осенью в Азовском море величины численности и биомассы суммарного зоопланктона и копепод были существенно выше, чем в этот сезон в Черном море.

Видовое богатство копепод и всего зоопланктона во все сезоны в Черном море было выше, по сравнению с Азовским (табл.). Больше число видов (40) и относительно высокий индекс видового разнообразия Шеннона (3.33 бит/экз) в летний период характерны для черноморского зоопланктона шельфа, что связано с сезонным развитием теплолюбивых видов планктона и обилием здесь личинок донных животных. Оценка степени равномерности распределения видов в сообществе черноморского зоопланктона, проведенная с помощью индекса выравненности Пиелю, показала, что на шельфе этот индекс колебался в пределах от 0.50 до 0.68. Зимой при относительно стабильном видовом составе и количественных характеристиках зоопланктона он был выше, что объяснялось более равномерным распределением численности между видами. В глубоководной части моря его изменчивость ниже, а полученные величины 0.55 летом и 0.61 поздней осенью свидетельствовали о полидоминантном сообществе. В отличие от Черного в Азовском море в холодное время года выравненность снижалась, что связано с доминированием в планктоне 2–3 таксонов: весной — личинок усонюгих раков и коловраток, зимой и осенью — личинок усонюгих раков, полихет и циклопоиды *O. davisae*. Таксономическое сходство зоопланктона Черного и Азовского морей было выше зимой при низких температурах (коэффициент Жаккара 0.45). В остальные сезоны этот коэффициент был ниже и колебался в пределах 0.33–0.34, что свидетельствовало о снижении степени общности фаун этих водоемов при повышении температуры воды.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сезонность видового состава и количественного развития зоопланктона на шельфе Черного моря отмечали многие авторы [7, 22, 38 и др.], тогда как в открытом море этот вопрос после появления гребневиков-вселенцев исследован мало [2, 8]. Проведенные в разные сезоны 2016 года исследования зоопланктона в открытом море показали, что копеподы были представлены 10 видами, из которых восемь были массовыми. Редкие в регионе гипонейстонные рачки семейства Pontellidae у черноморского побережья Крыма были представлены только *P. mediterranea*. Натурализовались новые виды копепод. В частности, повсеместно в открытом море распространилась *O. davisae*, тогда как *A. tonsa*, многочисленная в откры-

том море в 1990 годы [45], теперь обитает в узком прибрежье. Аборигенная циклопоида *O. nana*, исчезнувшая с массовым развитием в море *M. leidyi* [12], отсутствовала в наших экспедиционных сборах у берегов Крыма на протяжении 2010–2013 и 2016–2021 годов. Обнаружение *O. nana* в Керченском проливе во все сезоны в 2000-х гг. [16] вызывает сомнение. Автор не приводит численности вида, и если это единичные находки, то они вполне могут быть связаны с заносом с балластными водами судов.

Сравнение численности зоопланктона в разные сезоны 2016 г. показало, что полученные величины были в 2–3 раза ниже аналогичных среднесезонных показателей за период 1960–1970-е годы [33], но выше тех величин, которые наблюдались в 1990-е годы, когда из-за массового развития мнемипсиса численность зоопланктона снизилась на порядок [13, 46 и др.]. По биомассе различия были более существенными и не однозначными. Выявлено увеличение обилия копепоид и существенный рост их биомассы относительно 1990-х годов. Сопоставив полученные данные о видовом составе и обилии зоопланктона в 2016 г. с результатами исследований в других акваториях Черного моря [2, 16, 38, 42 и др.] можно сделать вывод о постепенном восстановлении видовой структуры копепоид и количественных показателей зоопланктона после кризиса 1990-х годов. Возросшее количество кормового зоопланктона, высокая доля копепоид, в том числе мелкого паракалануса, их науплиусов свидетельствуют об ощутимом улучшении кормовой базы планктонных рыб, что способствовало увеличению численности и расширению таксономического богатства ихтиопланктона у берегов Крыма [43]. Таким образом, за относительно короткий срок наблюдалась трансформация доминирующих комплексов с последующей стабилизацией планктонного сообщества в его новом качественном и количественном состоянии. Увеличение численности и биомассы кормового зоопланктона и копепоид в 2016 г. относительно 1990-х годов [13, 46], связано с уменьшением пресса на зоопланктон со стороны мнемипсиса [35 и др.]. На шельфе открытого моря у берегов Крыма в сезонном ходе численности кормового зоопланктона и копепоид минимумы наблюдались зимой, максимумы осенью. По биомассе максимумы отмечены весной.

В южной части Азовского моря в 2016 г. среди обнаруженных копепоид в основном встречались черноморские виды, что связано с увеличением солености водоема в последние годы. Это, наряду с антропогенным воздействием [29] и натурализацией проникших из Черного моря видов-вселенцев [1, 24, 30 и др.] в настоящее время стало основным фактором, определяющим биоразнообразие водоема. Так, вселенец *A. tonsa* на протяжении ряда лет доминировал в азовоморском

планктоне в летне-осенний период [25]. В северо-восточной части Азовского моря в сентябре 2012 г. *A. tonsa* была единственной пелагической копепоидой в планктоне, составляя по нашим данным от 13 до 67% численности мезопланктона на станциях. В июне 2014 г. вид достигал 93–98% численности копепоид [21]. Наблюдается смещение сроков фенологических событий сезонного цикла *A. tonsa* в Азовском море относительно Черного, в котором вид массовый в конце лета–начале осени [45]. Другой вселенец, *O. davisae*, впервые зарегистрирован в Азовском море в августе 2010 г. [30, 31]. На следующий год, в октябре 2011 г., его численность колебалась от 2.9 тыс. до 83.3 тыс. экз./м³, однако в зимний период 2011–2012 гг. вид не встречался в акватории Азовского моря [30], отсутствовал он в северо-восточной части моря в сентябре 2012 г. (по нашим данным). В июне 2014 г. его встречаемость в море была на уровне 36% при средней численности 8 экз./м³ [21]. Весной 2016 г. в южной части Азовского моря вид отсутствовал. Сопоставив встречаемость и численность *O. davisae* в разные сезоны в обоих морях, температурные предпочтения вида и сведения о наличии в черноморской популяции при низких зимних температурах в основном оплодотворенных самок [47], логично предположить, что рачки проникают в Азовское море после зимовки в Черном. Оба вселенца – *A. tonsa* и *O. davisae* пополнили тепловодный комплекс азово-черноморского зоопланктона. Первый вид доминирует в планктоне Азовского моря в летне-осенний период. Второй – широко распространен в Черном море, достигая на внутреннем шельфе массового развития осенью.

Источник финансирования. Работа выполнена в рамках госзаданий ФГБУ ИнБЮМ РАН №№ 121030100028-0 и 121040600178-6.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Азовское море в конце XX–начале XXI веков: геоморфология, осадконакопление, пелагические сообщества / Ред. Матишов Г.Г. Апатиты: КНЦ РАН, 2008. Т. 10. 295 с.
2. Аннинский Б.Е., Тимофеев Ф. Распределение зоопланктона в западном секторе Черного моря в октябре 2005 г. // Мор. экол. журн. 2012. Т. 8. № 1. С. 17–31.
3. Артамонов Ю.В., Алексеев Д.В., Скрипалева Е.А. и др. Термохалинная структура вод северной части Черного моря летом 2016 г. // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. 2017. Вып. 3. С. 20–31.
4. Будниченко Э.В. Условия нагула планктонных рыб Азовского моря в период вселения гребневика *Mnemiopsis leidy* в 1993–2000 годах // Тр. ЮгНИРО. 2000. Т. 45. С. 21–27.
5. Виноградов М.Е., Лебедева Л.П., Виноградов Г.М. и др. Мониторинг пелагических сообществ северо-восточной части Черного моря в 2004 г.: макро- и

- мезопланктон // Океанология. 2005. Т. 47. № 3. С. 381–392.
6. *Гаргона Ю.М.* Азовское море в условиях климатических изменений и антропогенного воздействия // Азовское море, Керченский пролив и предпроливные зоны в Черном море: проблемы управления прибрежными территориями для обеспечения экологической безопасности и рационального природопользования: Сборник статей по материалам российско–украинского семинара (Ростов на Дону 2–8 июня 2012 г.). Ростов н/Д.: ЮНЦ РАН, 2012. С. 89–100.
 7. *Грезе В.Н., Федорина А.И.* Зоопланктон // Основы биологической продуктивности Черного моря / Ред. Грезе В.Н. Киев: Наукова думка, 1979. С. 143–168.
 8. *Грузов Л.Н., Люмкис П.В., Нападовский Г.В.* Исследование пространственно-временной структуры планктонных полей северной половины Черного моря в 1992–93 гг. // Исследование экосистемы Черного моря. Одесса: Ирэн-полиграф, 1994. Вып. 1. С. 94–127.
 9. *Губанова А.Д.* Долговременные изменения видового состава и численности рода *Acartia* Dana в Севастопольской бухте // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. С. 94–103.
 10. *Губанова А.Д., Загородняя Ю.А., Фенева И.Ю.* *Oithona davisae* Ferrarì & Orsi, 1984 // Самые опасные инвазионные виды России (ТОП 100) / ред.: Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. Москва: Т-во науч. изд. КМК, 2018. С. 414–419.
 11. *Загородняя Ю. А.* *Oithona brevicornis* в Севастопольской бухте – случайность или новый вселенец в Черное море? // Экол. моря. 2002. Вып. 61. С. 43.
 12. *Загородняя Ю.А., Скрябин В.А.* Современные тенденции изменений зоопланктона в прибрежных районах Черного моря // Исследования шельфовой зоны Азово-Черноморского бассейна. Севастополь: МГИ НАН Украины, 1995. С. 87–95.
 13. *Загородняя Ю.А., Павловская Т.В., Морякова В.К.* Современное состояние зоопланктона у берегов Крыма // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. С. 49–83.
 14. *Зайцев Ю.П.* Морская нейстонология. Киев: Наукова думка, 1970. 264 с.
 15. *Зайцев Ю.П.* Антропогенная эвтрофикация морей средиземноморского бассейна / АН УССР. Ин-БЮМ. Одесса, 1990. 16 с. Деп. в ВИНТИ 12. 02. 90, № 778-В90.
 16. *Заремба Н.Б.* Сезонные изменения состава и численности зоопланктона в Керченском проливе в 2000–2013 гг. // Тр. ЮгНИРО. Т. 53. 2015. С. 46–53.
 17. *Кожова О.М., Мельник Н.Г.* Инструкция по обработке проб планктона счетным методом / Иркутский Госуниверситет. Иркутск: Изд-во Восточно-Сибирская правда, 1978. 36 с.
 18. *Климова Т.Н., Вдович И.В., Загородняя Ю.А.* Состояние ихтиопланктона у Крымского полуострова в августе 2011 г. // Вопр. ихтиол. 2018. Т. 58. № 3. С. 342–347.
<https://doi.org/10.7868/S0042875218030104>
 19. Красная книга Республики Крым. Животные / Отв. ред. Ена А.В., Фатерыга А.В.; изд. 2-е, испр. Симферополь: ООО “ИТ “АРИАЛ”, 2016. С. 64–66.
 20. *Матишов Г.Г., Гаргона Ю.М., Бердников С.В., Дженюк С.Л.* Закономерности экосистемных процессов в Азовском море. М.: Наука, 2006. 304 с.
 21. *Матишов Г.Г., Игнатъев С.М., Загородняя Ю.А. и др.* Фаунистическое разнообразие и показатели обилия планктонных сообществ Азовского моря в июне 2014 г. // Вестн. Юж. науч. центра РАН. 2015. Т. 11. № 3. С. 81–91.
 22. *Пастернак А.Ф.* Сезонная динамика численности и биомассы зоопланктона у побережья северного Кавказа // Сезонные изменения черноморского планктона. М.: Наука, 1983. С. 139–177.
 23. *Петина Т.С.* О среднем весе основных форм зоопланктона Черного моря // Тр. Севастопол. биол. ст. 1957. Т. 9. С. 39–57.
 24. *Поважный В.В.* Особенности динамики зоопланктонного сообщества Таганрогского залива // Вестн. Юж. науч. центра. 2009. Т. 5. № 2. С. 94–101.
 25. *Поважный В.В.* Особенности функционирования зоопланктонного сообщества Таганрогского залива Азовского моря. Автореферат дис. ... канд. биол. наук. Мурманск, 2009. 25 с.
 26. *Поважный В.В.* Зоопланктон // Вселенцы в биоразнообразии и продуктивности Азовского и Черного морей. Ростов н/Д.: ЮНЦ РАН, 2010. С. 12–16.
 27. *Полищук Л.Н.* Характеристика размера и массы гипонейстонный рачков семейства Pontellidae (Copepoda) из различных акваторий Черного моря // Экол. моря. 1980. Вып. 2. С. 21–28.
 28. *Прусова И.Ю., Губанова А.Д., Шадрин Н.В. и др.* *Acartia tonsa* (Copepoda, Calanoida): новый вид в зоопланктоне Каспийского и Азовского морей // Вестн. зоол. 2002. Т. 36. № 5. С. 65–68.
 29. *Расс Т.С.* Регион Черного моря и его продуктивность // Вопр. ихтиол. 2001. Т. 41. № 6. С. 742–749.
 30. *Свистунова Л.Д.* Новый вселенец в зоопланктоне Азовского моря // Вестн. Юж. науч. центра. 2013. Т. 9. № 4. С. 104–107.
 31. *Селифонова Ж.П.* Вселенец в Черное и Азовское моря – *Oithona brevicornis* Giesbrecht (Copepoda: Cyclopoidea) // Рос. журн. биол. инвазий. 2011. № 2. С. 142–150.
 32. *Темных А.В., Токарев Ю.Н., Мельников В.В., Загородняя Ю.А.* Суточная динамика и вертикальное распределение пелагических Copepoda в открытых водах у юго-западного Крыма (Черное море) осенью 2010 г. // Мор. экол. журн. 2012. Т. 11. № 2. С. 75–84.
 33. *Федорина А.И.* Динамика развития зоопланктона Черного моря и причины, ее обуславливающие. М., 1978. 49 с. Деп. в ЦНИИТЭЧРХ 22. 05. 78. N. 149.
 34. *Финенко Г.А., Аболмасова Г.И., Романова З.А.* Питание, потребление кислорода и рост гребневика *Mnemiopsis mccradyi* в зависимости от концентрации пищи // Биол. моря. 1995. Т. 21. № 5. С. 315–320.

35. Финенко Г.А., Аболмасова Г.И., Романова З.А. и др. Динамика популяции гребневиков *Mnemiopsis leidyi* и ее воздействие на зоопланктон в прибрежных районах Черного моря у берегов Крыма в 2004–2008 // *Океанология*. 2013. Т. 53. № 1. С. 88–97.
36. Численко Л.Л. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела (морской мезобентос и планктон). Л.: Наука, 1968. 107 с.
37. Altukhov D.A., Gubanov A.D., Mukhanov V.S. New invasive copepod *Oithona davisae* Ferrari and Orsi, 1984: seasonal dynamics in Sevastopol Bay and expansion along the Black Sea coasts // *Mar. Ecol.* 2014. V. 35. (Suppl. 1). P. 28–34. <https://doi.org/10.1111/maec.12168>
38. Arashkevich E.G., Stefanova K., Bandelj V. et al. Meso-zooplankton in the open Black Sea: regional and seasonal characteristics // *J. Mar. Syst.* 2014. V. 135. P. 81–96.
39. Belmonte G., Mazzocchi M.G. Records of *Acartia (Acartiura) margalefi* (Copepoda, Calanoida, Acartiidae) from the Norwegian and Black Seas // *Crustaceana*. 1997. № 2. P. 252–256.
40. Belmonte G., Mazzocchi M.G., Prusova I.Yu. et al. *Acartia tonsa* a species new for the Black Sea fauna // *Hydrobiologia*. 1994. V. 292/293. P. 9–15. <https://doi.org/10.1007/BF00229917>
41. Gubanov A.D., Altukhov D.A. Establishment of *Oithona brevicornis* Giesbrecht, 1892 (Copepoda: Cyclopoida) in the Black Sea // *Aquat. Invasions*. 2007. V. 2. (4). P. 407–410. <https://doi.org/10.3391/ai.2007.2.4.10>
42. Gubanov A., Altukhov D., Stefanova K. et al. Species composition of Black Sea marine planktonic copepods // *J. Mar. Syst.* 2014. V. 135. P. 44–52. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2013.12.004>
43. Klimova T., Podrezova P. Seasonal distribution of the Black Sea ichthyoplankton near the Crimean Peninsula // *Reg. Stud. Mar. Sci.* 2018. V. 24. P. 260–269. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2018.08.013>
44. Kinsulov A., Kamburska L. Ecological determination of the new Ctenophora – *Beroe ovata* invasion in the Black Sea // *Oceanologia (Bulgaria)*. 1998. № 2. P. 195–198.
45. Kovalev A., Besiktepe S., Zagorodnyaya J., Kideys A. Mediterraneanization of the Black Sea zooplankton is continuing // *Ecosystem Modelling as a Management Tool for the Black Sea*. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Acad. Publ., 1998. V. 1. P. 199–208. (NATO Sci. Ser. 2: Environmental Security. V. 47).
46. Kovalev A.V., Gubanov A.D., Kideys A.E. et al. Long-term changes in the biomass and composition of Fodder zooplankton in coastal region of the Black Sea during the period 1957–1996 // *Ecosystem Modelling as a Management Tool for the Black Sea*. Dordrecht; Boston; London, 1998. V. 1. P. 209–219.
47. Svetlichny L., Hubareva E., Khanaychenko A. et al. Adaptive Strategy of Thermophilic *Oithona davisae* in the Cold Black Sea. *Environment* // *Turkish J. Fish. Aquat. Sci.* 2016. V. 16. P. 77–90. https://doi.org/10.4194/1303-2712-v16_1_09
48. Temnykh A., Nishida Sh. New record of the planktonic copepod *Oithona davisae* Ferrari and Orsi in the Black Sea with notes on the identity of “*Oithona brevicornis*” // *Aquat. Invasions*. 2012. V. 7. P. 425–431. <https://doi.org/10.3391/ai.2012.7.3.013>
49. Zaitsev Yu., Mamaev V. Marine Biological Diversity in the Black Sea // *A study of Change and Decline*. New York: UN Publ., 1997. 208 p.
50. EU₄ EMBLAS project. Reproductia is auterised. Cop. 2013–2021. URL: <http://emblasproject.org>. (accessed on: 03.08.2021).

Seasonal Changes in Abundance, Biomass, and Species Diversity of Zooplankton in Areas Offshore the Crimea (Black and Azov Seas)

Ju. A. Zagorodnyaya^{a, #}, I. E. Drapun^a, E. A. Galagovets^a, O. A. Garbazev^a, V. V. Gubanov^a, A. S. Kudyakova^a, D. A. Litvinuk^a, E. V. Popova^a

^aA.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russia

[#]e-mail: artam-ant@yandex.ru

New data are presented the seasonal changes in abundance, biomass of copepods and fodder zooplankton in areas offshore the Crimea. These investigations are based on the materials of five expeditions of the RV “Prof. Vodyanitsky” in the northern part of the Black Sea and the southern part of the Sea of Azov in different seasons of 2016. It was shown: 1) Seasonal differences in the taxonomic structure of the Copepoda taxocene from the shelf and deep waters were revealed. The warm-water invasive species *Acartia (Acartiura) tonsa* and *Oithona davisae* were relative numerous in the copepod assemblages on the shelf in summer and autumn. In the deep waters, with a low abundance of warm-water invaders, cold-water native species were dominating, and the structure of the Copepoda taxocene was more stable than on the shelf in these seasons. 2) Zooplankton abundance in 2016 was higher compared to 2010 and the 1990s. The data on zooplankton, supported by information about an increase in the species richness and abundance of fish larvae in recent years, make it possible to talk about the transition of the Black Sea ecosystem to a new, relatively stable state.

Keywords: zooplankton, copepods, abundance, biomass, species diversity, seasonal changes, Black and Azov Seas, Crimea